

反应控制中运动系统抑制效应的全局性: 证据、机制和争论

王立卉^{1,2}

(¹上海交通大学心理与行为科学研究院, 上海 200030)

(²上海交通大学医学院附属精神卫生中心, 上海 200030)

摘要 在反应控制的研究中, 长期以来的理论观点认为只有干扰当前目标的效应器出现了抑制效应。总结近年研究发现, 在反应控制过程中, 不仅干扰效应器出现了抑制效应, 与任务无关的效应器和任务要求效应器均出现了抑制效应; 与反应控制相关的抑制效应不仅仅局限于涉及反应冲突的任务, 而是广泛存在于涉及反应执行的任务, 即整个运动系统在多个情境下呈现抑制的全局性。双加工模型认为对不同效应器的抑制由不同脑区控制, 聚光灯模型则认为不同效应器的抑制源于同一个系统, 后者与计算神经科学领域的归一化模型一致。反应控制中抑制效应的全局性特征有助于从协同性和整体性的角度思考认知加工。同时, 当前研究对抑制效应全局性出现的条件也存在一些争论。未来研究应区分不同效应器, 结合计算模型阐明各效应器之间的协同作用机制、各效应器在运动皮层的计算机制, 以及这些机制异常与心理精神疾病人群反应控制失调的关系。

关键词 反应控制, 全局性抑制, 运动系统, 认知灵活性

1 前言

人类的思维和行动具有高度的适应性和灵活性。作为一个健康运转的有机体, 人类能够灵活地在不断变化的环境中通过调节感知和运动功能实现目标。这种灵活应对环境的核心表现之一是反应抑制 (response inhibition), 即抑制不恰当或不符合当前任务目标的行为, 确保与目标相关的行为有效执行 (Logan, 1994)。一方面, 日常生活中的多个情境都涉及到反应抑制。例如, 在驾驶汽车的过程中, 我们需要随时关注周围的安全信息, 在看到红灯或突然出现的危险事件 (如行人违规横穿马路) 时及时准确地停车, 以确保自身和他人的安全。另一方面, 很多精神和神经系统疾病如帕金森、注意缺陷与多动障碍 (attention deficit and hyperactivity disorder, ADHD)、强迫症和物质成瘾等人群, 均表现出反应抑制功能异常 (Chambers et al., 2009; 赵鑫 等, 2015; 苏波波, 郑美红, 2019)。因此, 研究反应抑制不仅有助于了解人类如何通过灵活行为适应环境, 而且能够增进对精神和神经系统疾病的认识, 具有重要的基础理论意义和临床指导意义。

传统理论认为, 当前任务目标要求的反应会与干扰这一目标的反应或反应趋势产生竞争, 为保证目标达成, 需对干扰当前目标的反应进行抑制 (Logan, 1994; Ridderinkhof, 2002; 王琰, 蔡厚

德, 2010)。对反应抑制的研究已经具有较长的历史, 研究者们基于不同的侧重提出了不同的理论模型。早期基于 Go/NoGo 范式的赛马模型 (Logan, 1994) 认为, 反应与反应抑制这两个过程在加工初始阶段彼此独立且相互竞争, 先达到阈限的一方决定最终的反应行为。Boucher 等 (2007) 的交互竞争模型认为, 二者在后期不再独立, 而是反应抑制在接近阈限时会压制反应。基于冲突控制的激活-抑制模型 (Ridderinkhof, 2002) 认为, 反应抑制涉及两个阶段, 先是不恰当反应的激活, 接着是对该反应的抑制, 二者并不独立, 后者的效率会影响不恰当反应的激活强度和时间进程, 且存在较大个体差异。Aron (2011) 指出, 早期的反应抑制模型均针对“反应性抑制”

(reactive inhibition), 即对已经激活的不恰当反应进行被动性地抑制, 并进一步提出了“主动性抑制” (proactive inhibition), 即对潜在的、尚未激活的不恰当反应进行提前、主动地抑制。

尽管不同的理论对反应抑制的主动性和时间进程存在争议, 但这些理论一致认为, 在反应抑制实施的过程中只需对干扰当前任务目标的反应进行抑制 (Aron, 2011; Salzer et al, 2017)。例如, 在传统常用于研究反应抑制的经典实验范式 Go/NoGo 任务中抑制 NoGo 刺激诱发的反应, 在 Stroop 任务中抑制不一致的颜色词诱发的反应等。近年来, 越来越多的证据表明, 抑制效应不仅仅局限于干扰当前任务目标的反应, 而是对整个运动系统的抑制; 不仅仅存在于涉及反应冲突和反应选择的情境, 而是广泛存在于涉及一般性反应输出和执行的情境中; 由于多个效应器均呈现出抑制效应, 因而研究者提出“全局性抑制”这一概念 (global inhibition, Wessel et al., 2013; Duque et al., 2017)。

本文将基于近年研究进展对抑制效应的全局性进行系统的介绍和综述。首先介绍抑制效应的全局性表现, 接着阐述全局性抑制的认知神经机制, 在此基础上介绍抑制效应全局性特征的不同观点和争议并给出批判性评论, 最后总结全局性抑制在认知加工和神经计算两个层面的意义并提出未来研究展望。

2 抑制效应的全局性表现

抑制效应全局性的核心特征是对整个运动系统的抑制, 既包括对干扰当前目标的反应的抑制, 也包括对当前目标不构成干扰的潜在反应的抑制, 还包括对当前需要执行的反应的抑制性加工。为区分这三类反应, 本文将定义以下三类负责执行反应的效应器 (response effector): (1) 任务要求效应器, 指完成当前任务要求的效应器; (2) 干扰效应器, 指对完成当前任务产生干扰或冲突的效应器, 干扰效应器与任务要求效应器统称为任务相关效应器; (3) 任务无关效应器, 指与当前任务无关的效应器, 虽与任务无关, 但该效应器仍然属于整个运动系统的一部分。以 Stroop 任务为例, 实验中要求被试用左手按键对红色反应, 右手按键对绿色反应, 当屏幕呈现由红色书写的“绿”时, 左手为任务要求效应器, 右手为干扰效应器, 左手和右手以外的效应器 (如左脚) 均为任务无关效应器。

传统的反应抑制研究主要集中于两类，一类是 Stop-signal 和 Go/NoGo 范式中的反应抑制，被试在某个信号出现时（如停止信号和 NoGo 刺激）对该效应器的反应进行抑制，虽然在这些范式中任务要求反应与干扰反应共享效应器，但是只有在需要停止反应的条件下该效应器才被视为干扰效应器；另一类是冲突控制任务中的反应抑制，如 Stroop 范式中颜色-语义不一致条件下语义对应的效应器、Simon 范式中空间位置-反应位置不一致条件下位于空间位置同侧的效应器等。在这两类范式中，传统的研究均将反应抑制定义为对干扰效应器的抑制，而未考察其他效应器是否存在抑制效应，忽略了抑制效应的全局性。此外，这两类任务均涉及冲突控制，如 Stroop、Flanker、Simon 等经典范式中存在直接的、不同效应器之间的冲突，Stop-signal 和 Go/NoGo 虽然不涉及不同效应器之间的冲突，但是存在作出反应和停止反应的冲突，本质上也属于冲突控制范式。但是，最近的研究发现，在不涉及冲突控制的情境中，抑制效应的全局性依然存在。以下分别从冲突控制情境和非冲突控制情境论述不同效应器的抑制现象。

2.1 冲突控制情境下的反应抑制

诱发反应抑制最直观的方式是采用冲突控制范式，大量采用冲突控制的任务均显示出抑制效应的全局性。对任务无关效应器的抑制最初由 Badry 等人（2009）观测到。该研究使用 Stop-signal 范式要求被试用手对特定的刺激进行按键反应，当停止信号出现时不做按键反应。在需要进行反应抑制的条件下，不仅在反应手（即干扰效应器）观测到抑制效应，而且在腿部（即任务无关效应器）也观测到抑制效应，表现为腿部的运动诱发电位信号低于静息无任务状态下的运动诱发电位信号。另一项使用 Go/NoGo 范式要求被试用手做反应的研究也在腿部观测到抑制效应（Majid et al., 2012）。该研究中反应手为干扰效应器，腿为任务无关效应器，结果表现为在需要停止手部反应的条件下，腿部的运动诱发电位低于静息无任务状态下的运动诱发电位信号。Wessel 等人（2013）要求被试用眼动完成 Stop-signal 任务，在停止信号不出现时对屏幕呈现的刺激位置进行眼跳反应，在停止信号出现时停止眼跳反应。在被试正确停止眼跳大约 50 毫秒之前，其手部出现抑制效应，表现为正确停止眼跳条件下手部的运动诱发电位信号低于眼跳执行条件，也低于非正确停止眼跳条件。由于该任务的完成并不涉及手部反应（即手部为任务无关效应器），这一结果说明对动眼神经系统的抑制同时伴随着对躯体运动系统的抑制，显示出整个运动系统的抑制性效应（Wessel et al., 2013）。此外，还有研究显示，在被试停止说话的过程中手部也出现抑制效应（Cai et al., 2012），表现为被试正确停止说话条件下手部的运动诱发电位信号低于说话执行条件，也低于非正确停止说话条件。

除了对干扰效应和任务无关效应器的抑制，一些研究显示任务要求效应器也存在抑制效应（Klein et al., 2014; Bundt et al., 2016; Wang et al., 2021）。例如，Klein 等人（2014）使用 Flanker 范式，要求被试对一排箭头的中央箭头方向按键反应（左手对左侧朝向的箭头按键反应，右手对右侧朝向的箭头按键反应），中央箭头的方向与两侧箭头的方向可能相同也可能相反。结果发现，无论是在方向相同条件下，还是方向相反条件下，任务要求效应器均在刺激出现时显示出抑制效

应，表现为任务要求效应器的运动诱发电位信号低于静息无任务状态下的运动诱发电位信号。并且在被试反应准备更充分的情况下这一抑制效应也更强，具体表现为，当某个组块（block）大多数试次为方向相反条件（即对抑制准备更充分）时，抑制效应更强（Klein et al., 2014）。使用 Simon 范式，Wang 等人（2021）也发现，在解决空间位置-反应位置冲突的过程中，干扰效应器和任务相关效应器均出现抑制效应，并且这两个抑制效应在效应量上呈现负相关。总结这些结果，虽然对任务要求效应器进行抑制似乎不利于正确执行反应，但可能对解决反应冲突十分必要。

2.2 非冲突控制情境下的反应抑制

在不涉及冲突控制的实验情境下，Duque 等人（2010）使用线索-反应选择范式考察了在反应准备和反应选择过程中的抑制效应。在这个范式中，首先给被试在屏幕呈现一个线索提示被试接下来会有反应任务（文中实验一），在提示线索呈现一段时间后在屏幕左侧或者右侧出现目标刺激，提示线索对目标出现的位置没有任何预测性，被试须对目标刺激反应。同时实验设置了不同任务情境，双侧反应任务情境要求被试用左手食指对左侧刺激按键反应，右手食指对右侧刺激按键反应，此时其中一只手为任务要求效应器，另一只手为干扰效应器；单侧反应任务情境要求被试用同一只手的不同手指反应（左手小拇指对左侧刺激按键反应、左手食指对右侧刺激按键反应，或者右手食指对左侧刺激按键反应、右手小拇指对右侧刺激按键反应）。结果显示，在双侧反应任务情境下，提示线索出现之后最靠近目标刺激出现的时间窗内，任务要求效应器出现显著抑制效应，而在单侧反应任务情境下，只有左手的任务要求效应器出现显著抑制效应，右手抑制效应未达显著水平。在目标刺激出现之后，双侧反应任务情境下且左手是反应手时，相应的干扰效应器（右手食指）出现显著抑制效应。在另一个实验中（文中实验二），仍然呈现提示线索，但目标刺激为屏幕中央呈现的箭头，要求忽略箭头的方向只用单手按键反应（如只用左手食指对箭头反应）。结果显示，在提示线索出现之后最靠近目标刺激出现的时间窗内，任务要求效应器（左手食指）和任务无关效应器（右手食指）均出现显著抑制效应，但是在距离任务要求效应器在神经表征上更远的另一个任务无关效应器（右手小指）上，抑制效应未达显著水平（Duque et al., 2010）。基于这些不同抑制程度的结果，作者认为抑制效应全局性的功能可能是用于解决反应竞争，虽然在第二个任务中只要求用左手食指反应，但箭头指向右侧时在右手食指激活的反应趋势比右手小指更大，造成了更大程度的反应竞争，因此需要更强的抑制才能保证反应正确执行。

后续一项研究进一步考察了非冲突控制情境下抑制效应的全局性特征，并在任务要求效应器、干扰效应器和任务无关效应器上均观测到抑制效应（Greenhouse et al., 2015）。与 Duque 等人（2010）的研究相比，Greenhouse 等人（2015）的研究增加了一个没有提示线索的实验，同时增加了一个不需要反应的实验条件。结果显示，不管是单手反应的实验还是双手反应的实验，任务要求效应器和任务无关效应器都出现抑制效应；并且无论是有提示线索还是无提示线索，抑制效应都会发生，只是在有提示线索的情况下，抑制效应出现的更早。但是，在不需要反应的情况下，

没有观测到抑制效应。基于此作者认为，抑制效应的全局性功能是服务于一般性的反应输出和执行，只要当前情境需要作出反应就会出现抑制效应，抑制性加工是反应准备和输出的一部分。

虽然以上证据表明多个效应器均存在抑制效应，但须进行区分。对于干扰效应器和任务无关效应器，抑制效应既包括该效应器的神经信号（如运动诱发电位）降低，也包括对该效应器反应输出的阻止（如正确停止干扰效应器和任务无关效应器）。但是，对于任务要求效应器，抑制效应一般指该效应器的神经信号降低，而不包括对该效应器反应输出的阻止，抑制效应的发生是为了对该效应器的反应输出进行控制。

3 抑制效应全局性的认知神经机制

由于行为指标通常只能反映抑制执行的效率，无法体现不同效应器均出现了抑制效应，因此需要结合生理或神经手段给出全局性抑制的证据。测量抑制效应的最常用手段是运动诱发电位（motor-evoked potentials, MEP）。这一技术通过使用经颅磁刺激仪（transcranial magnetic stimulation, TMS）对初级运动皮层某一区域施加刺激，同时记录这一区域对应的对侧效应器的肌电实现。通过这种方式测量到的肌电信号被称为运动诱发电位，反映了从运动皮层（中央神经系统）到脊髓（外周神经系统）这一反应输出通路的神经兴奋性（Bestmann & Krakauer, 2015; Bestmann & Duque, 2016）。在无任务的静息状态下测量到运动诱发电位为个体的基线电位水平，在任务过程中测量到的运动诱发电位显著低于基线水平时则被认为该任务中出现了抑制效应。大量研究均采用这一指标在任务要求效应器（Duque et al., 2012; Klein et al., 2014）、干扰效应器（van den Wildenberg et al., 2010; van Campen et al., 2014）和任务无关效应器（Majid et al., 2012; Wessel et al., 2013）观测到了抑制效应。这一技术手段有以下优点：首先，可以通过在反应发生或停止的前后不同时间点测量运动诱发电位，从而更好地揭示抑制效应在时间维度的特性（van Campen et al., 2014; Freeman & Aron, 2016）。其次，能够反映分子水平的神经活动，如通过施加双脉冲 TMS 探测到抑制性神经递质 γ -氨基丁酸（GABA）的活动（Coxon et al., 2006）。两次 TMS 脉冲刺激间隔为 2~3 毫秒时，第二次刺激会激活初级运动皮层里的低阈限 GABA 神经元，产生皮层内抑制效应（Fisher et al., 2002）。

抑制效应的全局性虽然比传统观点认为的反应抑制更广泛，但二者在认知层面的影响因素相似，均受到注意、自上而下的控制、奖赏和动机等因素调节（Klein et al., 2014; Botvinick & Braver, 2015; Wang, Braver et al., 2019）。已有研究通过操纵这些影响因素（如高低奖赏、自上而下注意的参与程度），同时观察不同效应器对应的神经信号如何随着这些影响因素变化作为支撑证据。这些神经信号包括效应器的表皮肌电信号、初级运动皮层的脑电和血氧水平依赖信号和运动诱发电位信号等。奖赏作为易操纵的实验变量经常被作为调节因素研究反应抑制（Freeman et al., 2014; Freeman & Aron, 2016; Wang, Chang et al., 2019）。除了这些影响因素以外，影响抑制效应全局性的一个特殊因素是事件突发性，一些研究者认为，在突然出现需要抑制控制的情境中，或者在抑

制发生地比较快速的情况下，抑制效应的全局性特征更容易被观测到（Majid et al., 2012; Wessel & Aron, 2017）。

当前存在两种解释抑制效应全局性的理论，一是双加工模型，二是聚光灯模型，二者均有相应的神经证据支持。双加工模型认为存在两个独立的抑制机制，其中一个负责抑制任务要求效应器的激活，防止其在反应时间未到时提前突破反应阈限，确保任务要求效应器能够在正确的时间点及时执行，另一个负责解决任务要求效应器与各非任务要求效应器之间的竞争，抑制干扰效应器和任务无关效应器的激活，防止错误反应。在脑机制方面，前者由背侧运动前区控制，后者由外侧前额叶控制（Duque et al., 2012; Labruna et al., 2014）。在一项使用重复经颅磁刺激（rTMS）干预某个脑区活动的研究中，Duque 等人（2012）发现，给外侧前额叶施加 rTMS 之后，对干扰效应器的抑制减弱；给背侧运动前区施加 rTMS 之后，对任务要求效应器的抑制减弱。根据这个理论，虽然在现象上观察到多个效应器的抑制性加工，呈现出“全局性”特征，但是实际上不同效应器上的抑制分属不同的抑制过程，由大脑不同区域调控。

聚光灯模型认为对任务相关效应器和任务无关效应器的抑制源于同一个抑制系统，该抑制系统通过全局性抑制来增强运动系统的信噪比（Greenhouse et al., 2015）。在这个过程中，运动系统的同时激活和抑制形成了增益性调节，使得运动系统神经元信号的增益随着背景噪音的降低成比例增加（Chance et al., 2002; Baca et al., 2008）。一个类比的例子是，教室里有一个学生在回答问题，老师发出安静的指令，这个时候虽然包括回答问题的学生在内的所有学生声音都降低了，但该学生的声音会更好地凸显出来。最近一项基于反应手表皮肌电的研究结果支持了聚光灯模型。通过使用 Simon 范式 Wang 等人（2021）也发现，干扰效应器的抑制效应越强，任务要求效应器的抑制效应越弱，同时解决反应冲突的反应时也越快。

双加工模型和聚光灯模型的主要区别在于不同效应器的抑制性加工是否同源，但是对于反应抑制实施过程中参与抑制控制的脑网络并没有明显的分歧。根据传统理论，反应抑制主要由前额叶到基底神经节这一脑网络参与，其中前额叶最关键的脑区是辅助运动区（pre-supplementary motor area）和右内侧前额叶（right inferior frontal cortex），这方面已经有很多系统的综述性论文探讨过（Bari & Robbins, 2013; Aron et al., 2016; 王琰，蔡厚德，2010），本文不再赘述。

聚光灯模型与计算神经领域内的归一化模型（normalization model, Carandini & Heeger, 2012）一致。根据该模型，某个神经元的输出强度通过对整组神经元活动强度的归一化计算过程实现，其中一个模型变体参见公式（1）。在该公式中， I_n 代表实验所关心的神经元活动，如任务要求效应器对应的神经元信号， I_m 代表其他神经元活动，如干扰效应器对应的神经元和任务无关效应器对应的神经元信号之和，整组神经元的活动降低（如被抑制）会使分母变小（公式（1）中 $I_m + I_n$ 均降低）。同时，由于任务要求效应器须越过运动阈限给出反应，任务要求效应器对应神经元活动量级远高于其他神经元活动量级，导致分母值降低的比率大于分子值降低的比率，在这种情况下，任务相关效应器对应的神经元在归一化之后活动更强（ I_n 经归一化后的输出值 R ）。

$$R = \gamma \frac{In}{\sigma + Im + In} \quad (1)$$

从聚光灯模型和归一化计算模型的角度理解抑制效应的全局性具有重要的心理学和认知神经科学意义。首先，它们均一致地反映了反应控制不是一个孤立的认知成分和神经加工过程，而是一种协同性认知加工过程。这种协同性加工过程在涉及到多个效应器的任务中尤其明显，体现为对干扰效应或任务无关效应器的抑制程度与对任务要求效应器的抑制程度此消彼长，呈现出“神经动态性”特征（neural dynamics, Wang, Chang et al., 2019; Wang et al., 2021）。这对于抑制性训练具有重要的启示，能够给已有的抑制训练研究结果提供更充分的解释。例如，使用 Go/NoGo 对反应抑制进行训练发现，不仅 NoGo 条件下的反应抑制正确率显著提升，而且 Go 条件下的反应也显著变快（Benikos et al., 2013），这说明抑制训练不仅仅提升了停止反应的效率，而且还提升了运动输出的效率。同时，这种协同性作用有助于思考抑制性训练的“收益与损失”，例如，对某一个效应器的抑制性训练给其他效应器带来的影响是什么？如何权衡训练给多个效应器造成的不同效果？从而根据任务目标，设计出更好的、更有针对性的训练任务。

另一个重要意义在于体现了不同认知加工过程的共同神经计算特性。从神经计算的角度，抑制效应的全局性涉及到与不同效应器对应的多个神经元群集（neural populations）活动的计算过程，而不是单单对任务无关效应器对应的神经元群集的活动进行抑制。这种整体神经活动的归一化计算模式不是运动系统独有的，而是体现在视觉注意（Denison et al., 2021）、嗅觉加工（Zhu et al., 2013）、多通道信息整合（Ohshiro et al., 2017）、价值表征与决策（Louie et al., 2013）等多个认知功能中。以视觉注意为例，对某个信息的选择性注意不仅仅是对干扰信息对应神经活动的抑制，而是对视觉感受野整体神经活动的归一化计算（Reynolds & Heeger, 2009）。以价值表征与决策为例，大脑价值表征系统对某一个选项的神经活动不是简单的与该选项价值之间的函数关系，而是与多个被择选项的价值均有关，表现为该选项价值与所有被择选项价值的归一化函数关系，被试根据归一化之后的价值进行决策，而不是根据不同选项的价值绝对值进行决策（Louie et al., 2013）。上述多个实证研究验证了归一化计算模型在视觉注意、嗅觉加工、多通道信息整合以及价值表征中的重要神经机制，但是目前在反应控制方面只有符合归一化模型预期的因素型实验结果，还缺乏基于计算模型的实证研究，这一空缺的填补不仅能够推动反应控制的神经机制研究，而且能够证明归一化模型在神经计算方面的根本性和广泛性（Reynolds & Heeger, 2009）。

4 与抑制效应全局性相关的争论

4.1 对抑制性加工不同分类标准的比较

本文为论述和说明抑制效应的全局性特征进行了两种分类，一是对效应器进行了分类，二是对抑制效应发生的认知情境是否涉及冲突进行了分类。值得注意的是，这种分类与已发表的综述论文存在明显的区别。为了全面地介绍抑制效应，Duque 等人（2017）较为详尽地将抑制性加工分

为：标准停止与选择性停止（standard stopping vs. selective stopping），主动性抑制与反应性抑制（proactive inhibition vs. reactive inhibition），准备性抑制（preparatory inhibition）。标准抑制与选择性抑制的区别在于，前者只涉及一个效应器，不需要对效应器进行选择（如经典 Stop-signal 任务），后者需要对两个或多个效应器中的一个进行抑制；主动性抑制与反应性抑制的区别在于，前者可以根据实验情境或线索预测接下来是否需要抑制，从而主动地进行抑制，而后者无法预测；准备性抑制是相对于非准备性抑制而提出，核心在于对即将被抑制的效应器具有认知准备，例如在反应选择的过程中，如果确定某个试次需要用左手进行反应，那么可以对右手进行准备性抑制。

这些分类的出发点与抑制是否具有全局性无关，其核心在于全面地介绍和总结抑制效应，但是这些子类别之间缺乏明确的界限和逻辑关系，而且存在一些无法明确界定的重合。例如，选择性抑制和准备性抑制均可以是主动性的，也可以是反应性的，取决于当前实验情境中是否有信息可以提前预测接下来是否需要进行抑制，究竟什么样的选择性抑制是主动性的，作者并没有给出明确的可量化的分类模型。此外，主动性抑制是可以通过训练达到的，同样一个实验情境，可能由于同类别试次的重复导致抑制从反应性过渡到主动性（Braver, 2012），这样的一个后果是，无法先验地假定某个实验情境所涉及的是哪一种抑制，而只能通过结果反推，削弱了科学性和严谨性。与这些分类不同的是，本文对效应器和认知情境是否涉及冲突进行了划分。对效应器和冲突情境进行划分的优点体现在，不同效应器之间有客观的、明确的界限，冲突的程度决定了各个效应器之间的竞争程度，这些均有利于对研究结果给出明确的、先验的预期从而检验理论的可靠性，而不是对被试的主动抑制程度进行预设。但是这种分类的缺点在于，未能体现自上而下的反应抑制（如主动性抑制和准备性抑制）与自下而上而上的反应抑制（如反应性抑制和非准备性抑制）之间的区别。此外，不同的分类标准服务于不同的主题，本文的核心在于论述抑制效应的全局性特征，该特征一是体现在多个效应器，二是体现在多个任务情境，因此基于效应器和任务情境进行了分类。未来的研究中，应综合和辩证性地考虑不同的分类方法，考虑这些分类在揭示抑制机制中的不同侧重，以及这些不同的分类用于说明何种理论问题。

4.2 抑制效应的全局性是否独立于任务情境的争论

与抑制效应全局性相关的一个争议在于其是否广泛地涉及到各种情境中。Duque 等人（2017）认为抑制效应的全局性是有条件的，在选择性抑制任务中并不会出现抑制效应的全局性，而是对需要被抑制的效应器进行有针对性地进行抑制。例如，在抑制发生之前给被试呈现一个线索提示需要被抑制的手指之后，在进行抑制的过程中未观测到腿部肌肉（任务无关效应器）的抑制效应（Aron & Verbruggen, 2008）。Duque 等人（2017）由此认为存在不同的抑制机制，如果当前任务强调速度时，则更有可能采用全局性抑制机制，而如果当前任务强调对某一特定反应的掌控时，则更有可能采用选择性抑制机制。这种观点将全局性抑制与选择性抑制视作并列、彼此不重合的类别，不同的任务场景采用不同的类别。与这一观点不同的是，Wessel 和 Aron（2017）的综述则将全局性抑制视作运动系统的普遍性机制，只是某些诱发条件下更容易观测到，例如要求快速

反应的诱发条件。前者倾向于认为不同的现象背后机制不同，后者倾向于认为全局性抑制是一种普遍性机制，不同实验情境的诱发强度不同。

总结这些观点发现，目前只能认为全局性抑制能否被现有的手段和技术观测到是有条件的，而不是全局性抑制的存在是有条件的。这涉及到当前实证研究依赖 p 值进行统计推论这一瓶颈问题（Benjamin et al., 2018），当前的实证研究大多基于 p 值的显著性检验，实验中“未观测”到某一现象大多基于阴性实验结果（即 p 值不显著），而对于阴性实验结果无法直接下“不会出现”这一结论，而是“尚未有证据”。因此，关于抑制效应的全局性是否广泛地涉及到各种任务中既需要更多的实证研究证据，也需要综合考虑多个统计检验方法，如在传统统计分析基础上进一步进行贝叶斯因子分析（胡传鹏 等，2018）。与传统的统计检验方法相比，贝叶斯因子分析不根据 p 值进行统计推论，而是量化了零假设（“无效应”）为真与被择假设（“有效应”）为真的相对概率，因此可以根据零假设优于被择假设的概率倍数判断是否支持零假设。现阶段被遵循的一个标准是，若贝叶斯因子值大于3（即零假设为真的概率是被择假设为真的概率的3倍以上），则可以认为有一定的统计证据支持零假设，得出“无效应”的结论（Wagenmakers et al., 2018）。例如，如果在反应抑制全局性的研究中基于传统统计发现 p 值不显著，此时无法得知“当前未观测到抑制效应的阴性结果到底是因为统计检验力不足，还是因为这个效应不存在”。在此基础上进一步进行贝叶斯因子分析，假设计算得出 $BF = 4$ ，那么统计推论为“零假设为真的概率是被择假设为真的概率的4倍”，倾向于得出“这个效应不存在”，而不是“不知道这个效应是否存在”的结论。假设在当前研究中计算得出 $BF = 1/4$ ，那么统计推论为“零假设为真的概率是被择假设为真的概率的1/4”，说明更有可能是统计检验力不足造成，而不是效应不存在，能够为后续进一步验证提供基础。

此外，在上述提到的未观测到任务无关效应器抑制的研究中，这一现象很有可能是任务过于简单或者被试过度训练，导致效应比较微弱而无法被传统的测量手段探测到。例如，Xu 等人（2015）发现，当给予足够多的训练之后，选择性抑制才能够更好地完成，从而使对任务无关效应器的抑制不会带来额外的认知损耗。这说明，并不是选择性抑制本身削弱或消除了全局性抑制，而是对选择性抑制的完成效率影响了全局性抑制。

4.3 基于“整体观”与基于“局部观”的理论比较

抑制效应的全局性不仅仅是现象的描述，而是提供一种新的“整体观”的思路来理解反应控制，挑战了传统的“局部观”。这种整体观一方面能够体现运动系统的整体性和协同性特征，挑战以往研究视角的“局部性”和“孤立性”；另一方面从奥卡姆剃刀原则出发，整体观具有理论节约性优势（law of parsimony）。一个理论无法检验的预设越多，则科学性越低。在全局性抑制的理论框架下，整个运动系统被抑制，仅对不同运动神经元群集的抑制程度作出不同假设，这种抑制程度可以通过神经信号测量到，无须引入额外的新的假设变量，属于“一元论”思想，在计算模拟时是一个变量的不同数值。如果假定全局性抑制有的时候存在，有的时候不存在，有的效

应器会被抑制，有的效应器不会被抑制，则需要引入新的预设来解释“哪些效应器需要被抑制，哪些不需要，哪些情境需要，哪些情境不需要”，属于“多元论”思想，在计算模拟时是多个变量的多个数值，会导致模型自由度过大，预测力降低。相对于基于“局部观”的理论，基于“整体观”的理论强调了一个系统内各个成分之间的关系，及这种关系对整个系统的影响。但是，从应用的角度，需要在设计应用系统时（如上述提到的抑制训练方案）充分考虑各成分之间的相互影响和制约，增加了设计的难度和复杂度。

5 总结与展望

总的来说，反应控制不是对某一个效应器的抑制，而是整个运动系统的抑制性加工；同时，抑制效应也不是反应冲突情境中所独有的，而是广泛存在于涉及反应输出和执行的情境。这种全局性和广泛性对于理解反应输出具有重要意义。首先，任何反应的输出，无论是否存在外显的反应冲突，都需要抑制与当前反应无关的、来自其他效应器的反应或反应趋势，也需要控制任务要求的反应器防止提前反应；其次，从进化的角度讲，生物体有对外界任何刺激给出反应的趋势，且不同的效应器由同一个运动系统分化出来，人类在进化和发展过程中出现了对反应的抑制，以及针对当前情境进行有选择地抑制。因此，抑制效应的全局性在认知层面体现了运动系统中各个子成分之间的协同作用，在神经层面体现了计算加工效率，从而保证当前任务的反应输出和执行能够高效实现。

虽然抑制效应的全局性从现象上看非常稳定，在不同的实验情境下和多个效应器均观测到抑制效应，但是各效应器呈现出的抑制效应之间的关系尚不明确。如前所述，已有证据表明某一个效应器（如右手）的抑制会伴随对神经同源的另一个效应器（如右腿）的抑制，某一个子运动系统（如动眼神经系统）的抑制会伴随对另一个子运动系统（如躯体运动系统）的抑制。但是，这些抑制之间的关系仍然有待回答。从抑制效应的全局性出发，整个运动系统在抑制指令发出后均呈现抑制效应，但不同子系统或者不同效应器的抑制效应程度是否存在差异？认知层面的一种假设是，某个效应器对任务要求效应器造成的干扰程度越强，该效应器受到的抑制也越强，而这一干扰程度取决于当前任务的设定，如果当前任务仅要求用双手按键反应，而不要求用其他效应器反应，则对干扰手的抑制效应强于其他效应器的抑制效应。神经层面的一种假设是，某个效应器离任务要求效应器神经表征距离越近，该效应器受到的抑制也越强，从而使神经层面的加工更高效。在实际情境中，认知层面的因素与神经层面的因素很可能存在交互作用，这有待未来的研究进一步验证。

现有的关注抑制效应全局性的研究都集中于因素型实验，通过比较某个影响因素（如奖赏）不同水平下抑制强度的高低揭示抑制效应的全局性特征。这些基于因素型实验的结果虽然提供了质性的证据，却无法说明各效应器抑制效应之间的具体函数关系。未来的研究应结合高度量化的计算模型来建立这些抑制效应之间的函数关系。一方面，基于计算模型的结果能够更准确地反映

运动系统各个成分如何协调工作提高反应效率；另一方面，计算模型具有较高的可预测性，能够预测和验证新的情境中的抑制效应；更为重要的是，计算模型能够整合不同加工水平的抑制性效应，通过同一类模型揭示各个加工水平的共同规律（如分子水平 GABA 的活动强度、皮层水平初级运动皮层的神经活动强度、行为水平基于反应时和正确率的抑制效率等）。

目前最符合当前各种现象的计算模型是“归一化模型”。如前所述，归一化模型与聚光灯模型一致，并且已有研究通过操纵奖赏水平得出了符合归一化模型的预测的结果（Wang et al., 2021）。归一化模型是计算神经科学领域里的经典模型，不特异于某个给定的认知成分或实验情境（Salinas & Sejnowski, 2001; Carandini & Heeger, 2012），而是广泛存在于视觉选择性注意（Reynolds & Heeger, 2009），多通道信息整合（Ohshiro et al., 2017），以及价值计算与表征（Louie et al., 2013）等方面。从这个角度出发，考察归一化模型是否是抑制效应全局性的计算机制能够揭示不同认知加工过程中的共同计算机制。

反应控制与多个心理精神障碍密切相关，抑制效应的全局性在行为层面和神经层面的指标能够很好地预测这些心理和精神障碍的症状程度以及复发率，这些人群的全局性抑制特征也能够增加对运动系统加工规律和效率的整体认识。但是，目前仅有几项关于成瘾的研究关注和揭示了全局性抑制（Huang et al., 2017; Shen et al., 2017; Quoilin et al., 2018），还未有研究涉及其他心理和精神障碍，如强迫症和 ADHD 等。未来的研究应增加对心理精神障碍人群的研究，通过比较不同障碍在抑制效应方面的异同构建更全面、更有针对性、预测力更强的模型。此外，基于传统的反应抑制视角设计训练任务会导致对不同任务情境的迁移性较差（Enge et al., 2014），且对疾病的干预效果有限（Bowley et al., 2013），而基于抑制效应全局性的视角为训练和干预抑制功能提供了新的启示与思路，一是设计训练任务的时候需要考虑对多个效应器产生的潜在影响，而不是孤立考量训练对某一个效应器的作用；二是采用体现认知灵活性和反应协调性的任务来改善抑制失调人群的认知灵活性，而不是仅仅考虑对某一类刺激（如成瘾线索）的反应抑制训练。最近已有研究发现双手协调的击鼓训练对干预自闭症和老年痴呆有效（Miyazaki et al., 2020; Cahart et al., 2022），当前虚拟现实技术的发展和数字医疗的兴起也能够为开发体现运动系统灵活性的训练方案提供更好的条件和应用前景，增强治疗效果。

参考文献

- 胡传鹏, 孔祥祯, Wagenmakers, E.-J., Ly, A., 彭凯平. (2018). 贝叶斯因子及其在 JASP 中的实现. *心理科学进展*, 26(6), 951–965.
- 苏波波, 郑美红. (2019). 物质相关线索对成瘾者反应抑制的影响. *心理科学进展*, 27(11), 1863–1874.
- 王琰, 蔡厚德. (2010). 反应抑制的心理加工模型与神经机制. *心理科学进展*, 18(2), 220–229.
- 赵鑫, 刘晓婷, 咎香怡, 周爱保. (2015). 吸烟对反应抑制的影响：证据、原因和争论. *心理科学进展*, 23(6), 1031–1040.
- Aron, A. R. (2011). From reactive to proactive and selective control: Developing a richer model for stopping inappropriate responses. *Biological Psychiatry*, 69(12), e55–e68.

- Aron A. R., Herz, D. M., Brown, P., Forstmann, B. U., & Zaghoul, K. (2016). Frontosubthalamic circuits for control of action and cognition. *Journal of Neuroscience*, 36(45), 11489–11495.
- Aron, A. R. & Verbruggen, F. (2008). Stop the presses: Dissociating a selective from a global mechanism for stopping. *Psychological Science*, 19(11), 1146–1153.
- Baca, S. M., Marin-Burgin, A., Wagenaar, D. A., & Kristan, W. B. Jr. (2008). Widespread inhibition proportional to excitation controls the gain of a leech behavioral circuit. *Neuron*, 57(2), 276–289.
- Badry, R., Mima, T., Aso, T., Nakatsuka, M., Abe, M., Fathi, D., ... Fukuyama, H. (2009). Suppression of human corticomotoneuronal excitability during the stop-signal task. *Clinical Neurophysiology*, 120(9), 1717–1723.
- Bari, A., & Robbins, T. W. (2013). Inhibition and impulsivity: Behavioral and neural basis of response control. *Progress in Neurobiology*, 108, 44–79.
- Benikos, N., Johnstone, S. J., & Roodenrys, S. J. (2013). Short-term training in the Go/Nogo task: Behavioural and neural changes depend on task demands. *International Journal of Psychophysiology*, 87(3), 301–312.
- Benjamin, D. J., Berger, J. O., Johannesson, M., Nosek, B. A., Wagenmakers, E.-J., Berk, R., ... Johnson, V. E. (2018). Redefine statistical significance. *Nature Human Behavior*, 2, 6–10.
- Bestmann, S. & Duque, J. (2016). Transcranial magnetic stimulation: Decomposing the processes underlying action preparation. *The Neuroscientist*, 22(4), 392–405.
- Bestmann, S. & Krakauer, J. W. (2015). The uses and interpretations of the motor-evoked potential for understanding behaviour. *Experimental Brain Research*, 233(3), 679–689.
- Botvinick, M., & Braver, T. (2015). Motivation and cognitive control: From behavior to neural mechanism. *Annual Reviews of Psychology*, 66, 83–113.
- Bowley, C., Faricy, C., Hegarty, B., Johnstone, S. J., Smith, J. L., Kelly, P. J., & Rushby, J. A. (2013). The effects of inhibitory control training on alcohol consumption, implicit alcohol-related cognitions and brain electrical activity. *International Journal of Psychophysiology*, 89(3), 342–348.
- Boucher, L., Palmeri, T. J., Logan, G. D., & Schall, J. D. (2007). Inhibitory control in mind and brain: An interactive race model of countermanding saccades. *Psychological Review*, 114(2), 376–397.
- Braver, T. S. (2012). The variable nature of cognitive control: A dual mechanisms framework. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(2), 106–113.
- Bundt, C., Abrahamse, E. L., Braem, S., Brass, M., & Notebaert, W. (2016). Reward anticipation modulates primary motor cortex excitability during task preparation. *Neuroimage*, 142, 483–488.
- Cahart, M., Amad, A., Draper, S. B., Lowry, R. G., Marino, L., Carey, C., ... Williams, S. C. R. (2022). The effect of learning to drum on behavior and brain function in autistic adolescents. *Proceedings of National Academy of Sciences of the U. S. A.*, 119(23), Article e2106244119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2106244119>.
- Cai, W., Oldenkamp, C. L., & Aron, A. R. (2012). Stopping speech suppresses the task-irrelevant hand. *Brain & Language*, 120(3), 412–415.
- Carandini, M., & Heeger, D. J. (2012). Normalization as a canonical neural computation. *Nature Reviews Neuroscience*, 13, 51–62.
- Chambers, C. D., Garavan, H., & Bellgrove, M. A. (2009). Insights into the neural basis of response inhibition from cognitive and clinical neuroscience. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 33(5), 631–646.
- Chance, F. S., Abbott, L. F., & Reyes, A. D. (2002). Gain modulation from background synaptic input. *Neuron*, 35(4), 773–782.
- Coxon, J. P., Stinear, C. M., & Byblow, W. D. (2006). Intracortical inhibition during volitional inhibition of prepared action. *Journal of Neurophysiology*, 95(6), 3371–3383.
- Denison, R. N., Carrasco, M., Heeger, D. J. (2021). A dynamic normalization model of temporal attention. *Nature Human Behavior*, 5, 1674–1685.
- Duque, J., Labruna, L., Verset, S., Olivier, E., & Ivry, R. B. (2012). Dissociating the role of prefrontal and premotor cortices in controlling inhibitory mechanisms during motor preparation. *Journal of Neuroscience*, 32(3), 806–816.
- Duque, J., Lew, D., Mazzocchio, R., Olivier, E., & Ivry, R. (2010). Evidence for two concurrent inhibitory mechanisms during response preparation. *Journal of Neuroscience*, 30(10), 3793–3802.
- Duque, J., Greenhouse, I., Labruna, L., & Ivry, R. B. (2017). Physiological markers of motor inhibition during human behavior. *Trends in Neurosciences*, 40(4), 219–236.

- Enge, S., Behnke, A., Fleischhauer, M., Kuttler, L., Kliegel, M., & Strobel, A. (2014). No evidence for true training and transfer effects after inhibitory control training in young healthy adults. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, & Cognition*, 40(4), 987–1001.
- Fisher, R. J., Nakamura, Y., Bestmann, S., Rothwell, J. C., & Bostock, H. (2002). Two phases of intracortical inhibition revealed by transcranial magnetic threshold tracking. *Experimental Brain Research*, 143(2), 240–248.
- Freeman, S. M., & Aron, A. R. (2016). Withholding a reward-driven action: Studies of the rise and fall of motor activation and the effect of cognitive depletion. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 28(2), 237–251.
- Freeman, S. M., Razhas, I., & Aron, A. R. (2014). Top-down response suppression mitigates action tendencies triggered by a motivating stimulus. *Current Biology*, 24(2), 212–216.
- Greenhouse, I., Sias, A., Labruna, L., & Ivry, R. B. (2015). Nonspecific inhibition of the motor system during response preparation. *Journal of Neuroscience*, 35(30), 10675–10684.
- Huang, X., Chen, Y. Y., Shen, Y., Cao, X., Li, A., Liu, Q., ... Yuan, T. F. (2017). Methamphetamine abuse impairs motor cortical plasticity and function. *Molecular Psychiatry*, 22(9), 1274–1281.
- Klein, P. A., Petitjean, C., Olivier, E., & Duque, J. (2014). Top-down suppression of incompatible motor activations during response selection under conflict. *Neuroimage*, 86, 138–149.
- Labruna, L., Lebon, F., Duque, J., Klein, P. A., Cazare, C., & Ivry, R. B. (2014). Generic inhibition of the selected movement and constrained inhibition of nonselected movements during response preparation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(2), 269–278.
- Logan, G. D. (1994). On the ability to inhibit thought and action: A users' guide to the stop signal paradigm. In D. Dagenbach & T. H. Carr (Eds). *Inhibitory processes in attention, memory, & language* (pp. 189-239). San Diego: Academic Press.
- Louie, K., Khaw, M. W., & Glimcher, P. W. (2013). Normalization is a general neural mechanism for context-dependent decision making. *Proceedings of National Academy of Sciences of the U. S. A.*, 110(15), 6139–6144.
- Majid, D. S. A., Cai, W., George, J. S., Verbruggen, F., & Aron, A. R. (2012). Transcranial magnetic stimulation reveals dissociable mechanisms for global versus selective corticomotor suppression underlying the stopping of action. *Cerebral Cortex*, 22(2), 363–371.
- Miyazaki, A., Okuyama, T., Mori, H., Sato, K., Ichiki, M., & Nouchi, R. (2020). Drum communication program intervention in older adults with cognitive impairment and dementia at nursing home: Preliminary evidence from pilot randomized controlled trial. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 12, Article 142. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2020.00142>.
- Ohshiro, T., Angelaki, D. E. & DeAngelis, G. C. (2017). A neural signature of divisive normalization at the level of multisensory integration in primate cortex. *Neuron*, 95(2), 399–411.
- Quoilin, C., Wilhelm, E., Maurage, P., de Timary, P., & Duque, J. (2018). Deficient inhibition in alcohol-dependence: Let's consider the role of the motor system! *Neuropsychopharmacology*, 43, 1851–1858.
- Reynolds, J. H. & Heeger, D. J. (2009). The normalization model of attention. *Neuron*, 61(2), 168–185.
- Ridderinkhof, K. R. (2002). Activation and suppression in conflict tasks: Empirical clarification through distributional analyses. In W. Prinz & B. Hommel (Eds). *Mechanisms in perception and action* (pp. 494-519). Oxford: Oxford University Press.
- Salinas, E., & Sejnowski, T. J. (2001). Gain modulation in the central nervous system: Where behavior, neurophysiology, and computation meet. *The Neuroscientist*, 7(5), 430–440.
- Salzer, Y., de Hollander, G., & Forstmann, B. U. (2017). Sensory neural pathways revisited to unravel the temporal dynamics of the Simon effect: A model-based cognitive neuroscience approach. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 77, 48–57.
- Shen, Y., Cao, X., Shan, C., Dai, W., Yuan, T. F. (2017). Heroin addiction impairs human cortical plasticity. *Biological Psychiatry*, 81, e49–e50.
- van Campen, A. D., Keuken, M. C., van den Wildenberg, W. P. M., & Ridderinkhof, K. R. (2014). TMS over M1 reveals expression and selective suppression of conflicting action impulses. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(1), 1–15.
- van den Wildenberg, W. P. M., Burle, B., Vidal, F., van der Molen, M. W., Ridderinkhof, K. R., & Hasbroucq, T. (2010). Mechanisms and dynamics of cortical motor inhibition in the stop-signal paradigm: A TMS study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(2), 225–239.
- Wagenmakers, E., Love, J., Marsmann, M., Jamil, T., Ly, A., Verhagen, J., ... Morey, R. D. (2018). Bayesian inference for psychology. Part II: Example applications with JASP. *Psychonomic Bulletin & Review*, 25, 58–76.

- Wang, L., Chang, W., Krebs, R. M., Boehler, C. N., Theeuwes, J., & Zhou, X. (2019). Neural dynamics of reward-induced response activation and inhibition. *Cerebral Cortex*, 29(9), 3961–3976.
- Wang, L., Luo, X., Yuan, T. F., & Zhou, X. (2021). Reward facilitates response conflict resolution via global motor inhibition: Electromyography evidence. *Psychophysiology*, 58, Article e13896. <https://doi.org/10.1111/psyp.13896>.
- Wang, Y., Braver, T. S., Yin, S., Hu, X., Wang, X., & Chen, A. (2019). Reward improves response inhibition by enhancing attentional capture. *Social Cognitive & Affective Neuroscience*, 14(1), 35–45.
- Wessel, J. R., & Aron, A. R. (2017). On the globality of motor suppression: Unexpected events and their influence on behavior and cognition. *Neuron*, 93(2), 259–280.
- Wessel, J. R., Reynoso, H. S., & Aron, A. R. (2013). Saccade suppression exerts global effects on the motor system. *Journal of Neurophysiology*, 110(4), 883–890.
- Xu, J., Westrick, Z., & Ivry, R. B. (2015). Selective inhibition of a multicomponent response can be achieved without cost. *Journal of Neurophysiology*, 113(2), 455–465.
- Zhu, P., Frank, T., & Friedrich, R. W. (2013). Equalization of odor representations by a network of electrically coupled inhibitory interneurons. *Nature Neuroscience*, 16, 1678–1686.

The global Inhibitory effect within the motor system in response control : Evidence, mechanism and controversy

WANG Lihui^{1,2}

(¹ Institute of Psychology and Behavioral Science, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200030, China)

(² Shanghai Mental Health Center, Shanghai Jiao Tong University School of Medicine, Shanghai 200030, China)

Abstract: Theories of response inhibition have long held that only the response effector that interferes with the current task goal is inhibited during the implementation of response control. However, recent studies have suggested that inhibition occurs not only at the interfering response effector but also at the task-irrelevant and task-required response effectors. Moreover, inhibition occurs not only in response conflict tasks but also in tasks that involve response execution, i.e., global inhibition within the entire motor system. The dual-process model proposes that the inhibitory processes at different effectors are controlled by different brain areas, whereas the spot-light model proposes that they are controlled by a single system. The spot-light model is consistent with the normalization model in computational neuroscience. Global inhibition offers a new perspective for treating cognition as a coordinated and integrated process. Meanwhile, there are differing opinions regarding the condition in which global inhibition can be observed. Future studies should differentiate the response effectors during response control tasks, as well as use computational modeling to elucidate the coordinative mechanisms between multiple effectors and the computational mechanism of the motor cortex. Future studies should also examine the relationship between dysfunctional global inhibition and response control deficits in populations with mental disorders.

Keywords: Response control, Global inhibition, Motor system, Cognitive flexibility